

Ch. und Fr. Darwins Beobachtungen über das Bewegungsvermögen der Pflanzen.*)

Von

Dr. Hermann Müller.

 In seiner vor 15 Jahren zum erstenmal erschienenen Arbeit über Kletterpflanzen**) machte uns Ch. Darwin mit dem merkwürdigen Verhalten der Ranken und windenden Stengel dieser Pflanzen bekannt, die, so lange sie jung und im Wachstum begriffen sind, sich nach einander nach allen Punkten der Windrose hinbiegen und so gleichsam tastend rings um sich herum suchen, bis sie irgendwo eine Stütze finden, die sie dann fest umfassen, um den schwanken Stengel ohne Vergeudung von Zeit und Kraft sicher zum Lichte emporzuheben. Schon in den Schlussbemerkungen jener Arbeit sprach Darwin die bestimmte Ansicht aus, daß die Kletterpflanzen nur eine im Pflanzenreiche weit verbreitete Bewegungsfähigkeit, in Anpassung an einen besondern Lebensdienst,

weiter entwickelt und vervollkommen haben, und fügte die denkwürdige, damals den meisten Botanikern wohl etwas gewagt erscheinende Bemerkung hinzu: „Es ist oft in unbestimmter Allgemeinheit behauptet worden, daß sich die Pflanzen vor den Tieren durch den Mangel des Bewegungsvermögens unterscheiden. Man sollte vielmehr sagen, daß sie dieses Vermögen nur dann erlangen und ausüben, wenn es von irgend welchem Vorteil für sie ist; das findet aber verhältnismäßig selten statt, da sie an den Boden geheftet sind und die Nahrung durch Wind und Regen zugeführt erhalten.“

Eine solche allgemeine Bewegungsfähigkeit der Pflanzen, wie sie damals nur als logische Konsequenz von einer klaren Gesamtauffassung der organischen Natur aus gefolgert und mit der bedeutenden

*) The power of movement in plants. By Charles Darwin, assisted by Francis Darwin. With illustrations. London. John Murray. 1880. X, 592 p. 8.

**) The movements and habits of climb-

ing plants. Journ. of the Linn. Soc., Botany. Vol. IX. Nr. 33, 34. London, 1865. — In der deutschen Ausgabe von Ch. Darwins gesammelten Werken findet sich dasselbe Bd. IX, Erste Hälfte.

Einschränkung des Darwinschen Schlußsatzes als Axiom hingestellt werden konnte, liegt nun heute, Dank dem oben genannten Werke, als festbegründete Thatsache vor uns, und zwar in so ausnahmsloser Allgemeingiltigkeit, wie sie Darwin, nach dem Wortlaut der soeben zitierten Sätze zu schließen, ursprünglich wohl selbst nicht geahnt hat. Alle darauf untersuchten höheren Pflanzen (die Untersuchungen erstrecken sich bis zu den Gefäßkryptogamen abwärts) besitzen in ihren Wurzeln, Keimblättern, hypokotylen und epikotylen Stengeln, in ihren Blättern und Zweigen, kurz in allen ihren Theilen, die noch jung und im Wachstum begriffen sind, jene bei den Kletterpflanzen nur in ungewöhnlich hohem Grade gesteigerte Fähigkeit, sich nach einander nach allen Richtungen ringsum hinzubiegen, die Fähigkeit der Zirkumnutation. Sie zirkumnutiren, sobald und solange es die Umstände gestatten, und die mannigfachsten, ganz verschiedenen Lebensdiensten angepaßten Bewegungen, die man bei verschiedenen Pflanzen beobachtet und als getrennte Erscheinungen zu erforschen versucht hat, zeigen sich mit der ursprünglichen und allgemeinen Grundercheinung der Zirkumnutation durch die feinsten Zwischenstufen so untrennbar verbunden, daß sie als aus derselben hervorgegangen betrachtet werden müssen und als durch Naturauslese zur Ausprägung gelangt erklärt werden können. Das gilt von den umhertastenden Bewegungen der Kletterpflanzen, von der bestimmten Stellung, die viele Blätter beim Eintritt der Nacht einnehmen (nyktitropische Bewegungen Darwins), von der Stellung vieler Pflanzenteile zum Lichte hin (Heliotropismus) oder vom Lichte weg (Apheliotropis-

mus Darwins), oder senkrecht gegen die Richtung der Lichtstrahlen (Diacheliotropismus Darwins), von der Stellung anderer Pflanzenteile nach dem Mittelpunkt der Erde hin (Geotropismus), oder von demselben hinweg (Apogeotropismus Darwins), oder senkrecht zur Richtung der Schwerkraft (Diageotropismus Darwins); es gilt aber auch außerdem von manchen anderen, zum Teile von Darwin im vorliegenden Werke zum erstenmale nachgewiesenen Bewegungen.

Die ursprüngliche und allgemein verbreitete Erscheinung des beständigen Zirkumnutirens ist nun allerdings niemals auch nur annähernd so in die Augen fallend, wie sie sich uns, kolossal gesteigert, bei den Kletterpflanzen darstellt, aber der unerreichte Scharfsinn Darwins im Ausfinden entscheidender physiologischer Experimente hat auch die Schwierigkeit, selbst kleinste oder durch andere Bewegungen verdeckte Nutationen zur Anschauung zu bringen, zu bemeistern gewußt, und seine ebenso unerreichte Ausdauer im geduldigen Durchführen entscheidender Versuche hat die Thatsache der Zirkumnutation der verschiedensten wachsenden Pflanzenteile in so umfassender Weise festgestellt, daß an ihrer Allgemeinheit kaum gezweifelt werden kann.

Die am häufigsten von den beiden Darwin angewandte Methode, Zirkumnutationen von kleinem Betrage deutlich sichtbar zu machen, besteht darin, dem zu beobachtenden Pflanzenteile einen haardünnen Glasfaden von $\frac{1}{4}$ bis $\frac{3}{4}$ Zoll Länge mittelst steifer, rasch erhärtender Schellacklösung als Zeiger anzuhängen, an das Ende desselben ein winziges schwarzes Sieglackknöpfchen zu fitten, unter oder hinter dasselbe ein mit einem schwarzen

Fleck bezeichnetes Papierstückchen an einem in die Erde getriebenen Stabe zu befestigen und sodann Knöpfchen und Fleck durch eine Glasplatte hindurch zu visiren, die, je nachdem sich der Verlauf der Bewegung auf die eine oder andere Weise besser erkennen läßt, senkrecht vor oder wagerecht über der Pflanze aufgestellt ist. Derjenige Punkt der Glasplatte, der mit Knöpfchen und Fleck in gerader Linie liegt, also beim Visiren sich deckt, wird dann bei jeder Beobachtung auf der Außenfläche der Glasplatte mit einem fein zugespitzten Stifte bezeichnet, der in dicke Tuschelösung getaucht ist. In gewissen zeitlichen Zwischenräumen folgen nun die einzelnen Beobachtungen und in entsprechenden räumlichen Abständen die Tuschepunkte der Glasplatte auf einander. Werden dann die letzteren in ihrer natürlichen Reihenfolge durch gerade Linien mit einander verbunden und die Richtung der Bewegung durch kleine Pfeile angedeutet, so ergibt sich eine ununterbrochene Figur, die zwar die thatsächlich krummlinige Bewegung winkelig und in mehr oder weniger schiefer Ansicht, bald stärker, bald schwächer vergrößert, darstellt, aber doch auf die wirkliche Bewegung des zirkumnutirenden Theils einen sichern Rückschluß gestattet. Eine sehr brauchbare Abänderung dieser Methode bestand darin, an die beiden Enden des Glasfadens zwei winzige Dreiecke von dünnem Papier zu befestigen und in der eben beschriebenen Weise zum Visiren durch die Glasplatte und zum Auftragen von Tuschepunkten auf dieselbe zu benutzen.

Weit über hundert der auf die eine oder andere Weise auf den Glasplatten erhaltenen winkelligen Figuren sind in dem vorliegenden Werke wiedergegeben und

verschaffen uns nicht nur in unmittelbarster und übersichtlichster Weise ein anschauliches Bild von der Art der beobachteten Bewegungen, sondern sind auch hinreichend zahlreich und mannigfaltig, um bei genauer Durchsicht von der Allgemeinheit der zirkumnutirenden Bewegung einen überwältigenden Eindruck zu hinterlassen. Trotzdem bilden sie von der Gesamtzahl der mit äußerster Sorgfalt und Umsicht durchgeführten Beobachtungen nur eine beschränkte Auswahl. Die zirkumnutirenden Bewegungen der Keimpflanzen allein sind z. B. in so umfassender Weise festgestellt, daß die beobachteten Arten sich auf 21 Familien und 16 Ordnungen der Dikotylen, 4 Familien der Monokotylen, 2 Familien der Gymnospermen und 2 Familien der Gefäßkryptogamen verteilen. Hier müssen wir uns, der Knappheit des Raumes wegen, auf eine Hervorhebung der wichtigsten allgemeinen Ergebnisse beschränken und können nur hier und da einmal auf eines der ebenso eleganten als durchschlagenden Experimente einen flüchtigen Blick werfen.

Sobald die Wurzel aus der Samenhülle hervortritt, biegt sie sich unmittelbar durch Geotropismus abwärts und sucht in den Boden einzubringen. Gleichzeitig zirkumnutirt sie aber von Anfang an und fährt zu zirkumnutiren fort, wahrscheinlich so lange ihr Wachstum dauert. Man kann dies mit Hilfe des Glasfadenzegers sehen, wenn man den keimenden Samen in feuchter Luft so befestigt, daß die Wurzel senkrecht nach oben gerichtet und dadurch der Wirkung des Geotropismus zunächst entzogen ist. Es treten dann zunächst rein zirkumnutirende Bewegungen ein, die aber alsbald durch die Wirkung des Geotropis-

mus mehr und mehr abwärts gerichtet und auseinandergezogen werden, so daß man auf der senkrechten Glasplatte abwärts gehende Zickzacklinien erhält. Läßt man die Wurzeln größerer Samen, wie z. B. die der Kofkastanie oder Buffbohne, in feuchtem Raume an einer geneigt gestellten, beruhten Glasplatte hinabwachsen, so zeichnet die Wurzelspitze selbst auf derselben eine geschlängelte, abwechselnd stärker und schwächer aufgedrückte, auch wohl stellenweise sich ganz abhebende und dadurch unterbrochene Linie, und giebt so von ihrer Mutationsbewegung eine unmittelbare Anschauung.

Wenn die abwärts wachsende Wurzel bei ihrem Wachstum in den Boden eindringen und nicht den Samen heben soll, so muß letzterer einen gewissen Halt haben, und dieser wird ihm in der Regel durch überliegende Erde, Blätter und dgl., oder durch die zuerst entwickelten Wurzelhaare, die den sie berührenden Bodenteilen sich dicht anfitzen, gewährt. Es mag zweifelhaft sein, ob die Wurzel, wenn sie diesen Halt gefunden hat, schon durch ihre zirkumnutirende Bewegung im Eindringen in den Boden unterstützt wird; ohne Zweifel aber ist ihr diese Bewegung dadurch von höchster Wichtigkeit, daß sie durch dieselbe in offene Spalten, in die Gänge von Larven oder Regenwürmern, überhaupt längs einer Linie geringsten Widerstandes hinabgeführt wird.

Um in den Boden selbst einzudringen, genügt weder Zirkumnutation noch Geotropismus. Denn selbst eine so große Keimlingswurzel, wie die der Buffbohne (*Vicia Faba*), vermag, nach Sachs, durch ihre vom Geotropismus bewirkte Umbiegung aus wagerechter in senkrechte Lage

nur ein Gewicht von 1g zu heben. Eine vielmal größere Kraft auf den umgebenden Boden üben die Wurzeln durch ihr Längen- und Dickenwachstum aus, und nur durch diese sind sie im stande, in den Boden einzudringen. Eine eben aus der Samenhülle hervorgetretene Buffbohnenwurzel, die man in eine enge, nur $\frac{2}{10}$ bis $\frac{3}{10}$ Zoll tiefe Höhlung eines Holzstückes hineinwachsen läßt, während die Bohne selbst zwischen zwei wagerechten Metallplatten liegt, vermag durch ihr Längenwachstum in 24 Stunden ein auf die obere Platte gelegtes Gewicht von $\frac{1}{4}$ Pfund zu heben. Eine Buffbohnenwurzel, die durch eine eng umschließende Höhle zwischen zwei durch Federkraft aneinandergedrückten Holzstücken hindurchwächst, zwingt dieselben in vier Tagen ebensoweit auseinander, wie ein Gewicht von acht Pfund.

Der wachsende Teil der Wurzel wirkt also nicht wie ein Nagel, den man in ein Brett schlägt, sondern wie ein Holzkeil, der sich, während man ihn langsam in einen Spalt treibt, gleichzeitig durch Wasseraufnahme ausdehnt, und ein so wirkender Keil vermag selbst einen Felsblock zu zersprengen.

Nachdem die Wurzel in den Boden eingedrungen ist und den Samen befestigt hat, bricht bei allen denjenigen Dikotylen, die ihre Keimblätter über den Boden erheben, das unter den Keimblättern befindliche Stammstück (das Hypokotyl Darwins) in Form eines Bogens durch den Boden und zieht dann, sich streckend, auch die Keimblätter an die Oberfläche. Aus wagerechter oder schräger Lage biegt sich der Bogen durch Apogeotropismus stets in senkrechte Lage aufwärts. Ebenso durch-

bricht bei denjenigen Dikotylen, deren Keimblätter unter der Erde bleiben, das über den Keimblättern befindliche Stammstück (das Epikotyl Darwins) den Boden in Form eines senkrechten Bogens; und dieselbe senkrechte Bogenform wird auch von den Stielen der Kotyledonen oder der ersten Blätter und von anderen Teilen angenommen, wenn ihnen die Aufgabe, den Boden zu durchbrechen, zufällt. Es muß also ein ganz besonderer Vorteil mit dieser Form des Hervorbrechens aus dem Boden verbunden sein. Offenbar werden dadurch nicht nur die zarten Endteile, welche über den Boden zu heben sind, vor Verletzung geschützt, sondern es wird auch durch das gleichzeitige Längtwachstum beider senkrechter Bogenschänkel die den Boden durchbrechende Kraft verdoppelt. Auch alle diese den Boden durchbrechenden Bogen sind in beständiger Zirkumnutation begriffen, und diese vermag, wie der Versuch zeigte, wenigstens losen Boden an der Oberfläche nach allen Seiten hin etwas auseinanderzuschieben. Sobald der hypokotyle oder epikotyle Bogen den Boden durchbrochen hat, beginnt er durch gesteigertes Wachstum seiner Hohlseite sich zurückzubiegen und zu strecken, und auch dieser Streckungsvorgang ergibt sich durch Aufzeichnung der beschriebenen Bahnen als eine bloße Abänderung der Zirkumnutation. Nach dem Hervortauschen aus dem Boden strecken sich die Hypokotyle oder Epikotyle rasch vollständig gerade, fahren aber beständig fort zu zirkumnutieren, indem sie, je nach der Pflanzenart, in kürzeren oder längeren Perioden langgezogene oder breitere, unregelmäßig elliptische Bahnen mit wechselnder Richtung der Hauptachse durchlaufen.

Das Sichemporarbeiten der Keimpflanze aus dem Boden veranschaulicht Darwin sehr hübsch durch folgendes Gleichnis: „Wir mögen uns einen Mann vorstellen, der an Händen und Knien niedergezogen und gleichzeitig durch eine auf ihn fallende Ladung Heu auf eine Seite geworfen ist. Er würde zuerst versuchen, seinen krummen Rücken aufrecht zu bekommen, indem er gleichzeitig nach allen Richtungen etwas hin und her rückt, um sich ein wenig von dem umgebenden Drucke zu befreien; und dies kann die kombinierten Wirkungen des Apogeotropismus und der Zirkumnutation veranschaulichen, wenn ein Samen so in der Erde liegt, daß das gebogene Hypokotyl oder Epikotyl zuerst in einer wagerechten oder geneigten Ebene hervorbricht. Der Mann würde dann, indem er sich noch hin und her drehte, seinen gebogenen Rücken, so hoch er könnte, erheben; und dies kann das Wachstum und die fortgesetzte Zirkumnutation eines gebogenen Hypokotyls oder Epikotyls veranschaulichen, bevor es die Oberfläche des Bodens erreicht hat. Sobald der Mann sich ganz frei fühlte, würde er den obern Teil seines Körpers aufrichten, während er noch auf den Knien läge und sich noch hin und her böge, und dies mag das Zurückbiegen des Basalschenkels des Bogens und das darauffolgende Sichstrecken des ganzen Hypokotyls oder Epikotyls unter noch fortgesetzter Zirkumnutation veranschaulichen.“

Auch die Keimblätter sind in beständiger Zirkumnutation begriffen. Ihre Bewegung erfolgt zwar bei den Dikotylen in der Regel nahezu in einer senkrechten Ebene, und zwar meist in der Art, daß sie des Vormittags etwas sinken, des Nach-

mittags oder Abends etwas steigen, in wechselndem Betrag, bis zu vollständiger Schlafbewegung, d. h. bis zu einem Aufsteigen in fast senkrechte Lage oder wenigstens bis über 60°. Aber mit dem Auf- und Niedersteigen ist immer zugleich eine Bewegung nach rechts und links verbunden, so daß eine schmalere oder breitere, unregelmäßig länglich runde Bahn beschrieben wird: und von dem einfachsten Falle einmaligen täglichen Auf- und Niedersteigens finden sich mannigfache Abstufungen bis zu den Rotationsbewegungen der Keimblätter von *Ipomoea*, die in 16 Stunden fast 13mal auf- und niedersteigen.

Nur bei Keimblättern, die mit Blattkissen versehen sind, wie z. B. bei *Oxalis*-Arten, dauert die Zirkumnutation mehrere Wochen lang fort, während sie bei blattkissenlosen Keimblättern niemals auch nur eine einzige Woche lang andauert. Im übrigen zeigt sich zwischen der Zirkumnutation der mit Blattkissen versehenen und der blattkissenlosen Keimblätter kein wesentlicher Unterschied; und das ist begreiflich, da in allen Fällen die Zirkumnutation durch eine ringsum abwechselnde Turgeszenz der Zellen bedingt erscheint. Nur ist bei den blattkissenlosen Keimblättern diese Turgeszenz von Wachstum begleitet, in den Blattkissen nicht. Die Blattkissen bestehen vielmehr aus zahlreichen kleinen, blaffen, chlorophyllosen Zellen, die, auf früherer Wachstumsstufe zurückgeblieben, die Fähigkeit zum Weiterwachsen verloren, die Fähigkeit andauernd abwechselnder Turgeszenz und Wiedererschließung aber behalten haben. Das gilt ebensowohl von den Blattkissen der Blätter wie von denen der Kotyledonen.

Hiermit sind zwar die Rotationserscheinungen der Keimpflanze überblickt; ihre merkwürdigste Eigenschaft aber, die in der wunderbaren, erst von Darwin entdeckten Empfindlichkeit ihrer Wurzelspitze liegt, bleibt noch zu betrachten übrig.

Werden nämlich die letzten 1-1½ mm der Wurzel, die das kegelförmig zugespitzte Ende derselben bilden, durch andauernde Berührung mit irgend einem Gegenstande oder durch Ätzung (schwaches Bestreichen mit trockenem Höllenstein) oder durch Wegschneiden eines dünnen Streifens gereizt, so biegt sich, durch Reizübertragung, der unmittelbar darüberliegende, 6—7 oder selbst bis 12 mm lange Wurzelteil, derselbe, der in lebhaftem Wachstum begriffen und am starrsten ist, von dem störenden Einflusse hinweg. Steckt man z. B. keimende Buffbohnen mit Nadeln an den Korkdeckel eines mit Wasser halbgefüllten Gefäßes derart fest, daß die Wurzel senkrecht nach unten gerichtet ist, und kittet an eine Seite ihrer kegelförmigen Spitze ein winziges Stückchen Sandpapier, Kartenblatt oder sehr dünnes Glas, so krümmt sich das Wurzelende aufwärts, in der Richtung vom berührenden Gegenstande weg, bisweilen so weit, daß die Spitze einen halben oder selbst ganzen Umlauf macht oder sogar eine Spirale bildet. Schließlich aber gewöhnt sich die Wurzelspitze an den Reiz und das Wurzelende wird dann durch Geotropismus wieder senkrecht abwärts gezogen. Volle Gesundheit der Keimpflanze und Innehalten der ihr zusagenden Temperatur sind wesentliche Bedingungen für das Gelingen dieses Versuchs. Diese Empfindlichkeit der Wurzelspitze gegen andauernde Berührung geht so weit, daß sie sogar

zwischen dünnerem und dickerem Papier zu unterscheiden vermag. Wird an die kegelförmige Spitze der Buffbohnenwurzel auf der einen Seite ein Stückchen Sandpapier, an der entgegengesetzten ein gleich großes Stückchen sehr dünnes Papier angeklebt, so biegt sie sich von dem Sandpapier weg. Man begreift, wie sehr diese Feinfühligkeit ihrer Spitze der Wurzel behilflich sein muß, längs einer Linie geringsten Widerstandes im Boden abwärts zu bringen.

Der unmittelbar über der Spitze befindliche Wurzelteil ist merkwürdigerweise in bezug auf Berührung entgegengesetzt reizbar, als die Wurzelspitze selbst. Wird er andauernd berührt, so biegt er sich nach dem berührenden Gegenstande hin, und zwar in plötzlicher Umbiegung, im Gegensatz zu dem allmählichen Bogen, in dem er sich durch Reizübertragung von dem die Wurzelspitze berührenden Gegenstande wegbiegt. Sobald daher ein Würzelchen, das durch einen Stein oder ein anderes Hindernis von seiner abwärts gerichteten Bahn abgelenkt worden ist, die Kante des Hindernisses erreicht hat, wächst es, um die Kante sich plötzlich umbiegend, wieder senkrecht nach unten und wird natürlich durch den Geotropismus in dieser Wiederaufnahme seines ursprünglichen Laufes unterstützt. Auch die verschiedene Feuchtigkeit des Bodens ist auf die Richtung der Wurzel von bestimmendem Einfluß, und zwar ist es, wie Darwin nachweist, wiederum die Wurzelspitze, in der die Empfindlichkeit gegen Luftfeuchtigkeit ihren Sitz hat, und erst von der Spitze aus wird ein Bewegung bewirkender Reiz auf das darüberliegende Wurzelende übertragen. Während aber von mechanischen Reiz-

mitteln das Wurzelende sich wegbiegt, biegt es nach feuchterer Luft sich hin.

Das Vorwärtsbringen der Wurzel im Boden wird also durch außerordentlich mannigfaltige und hochdifferenzirte Einwirkungen geregelt — durch den Geotropismus, der die primären Wurzeln senkrecht nach unten, die sekundären (als Diageotropismus) wagerecht nach den Seiten treibt, während die tertiären sich frei nach allen Seiten ausbreiten, so daß der Boden möglichst vollständig ausgebeutet wird — durch Empfindlichkeit gegen Berührung, die der Art nach verschieden ist in der Spitze und in dem Wurzelteil unmittelbar über der Spitze —, endlich durch Empfindlichkeit gegen verschiedene Feuchtigkeit in verschiedenen Teilen des Bodens. Da die Richtung, welche die Wurzelspitze nimmt, schließlich den ganzen Lauf der Wurzel bestimmt, so ist es vor allem von entscheidender Wichtigkeit, daß die Wurzelspitze von Anfang an die vorteilhafteste Richtung einschlägt, und man begreift, warum die Empfindlichkeit gegen Geotropismus (wie später gezeigt wird), gegen Berührung und gegen Feuchtigkeit der Luft alle in der Wurzelspitze ihren Sitz haben, und warum die Wurzelspitze den darüber liegenden wachsenden Teil bestimmt, sich entweder von der Reiz erregenden Ursache weg oder nach derselben hin zu krümmen.

„Ein Würzelchen läßt sich einem wühlenden Tiere, wie dem Maulwurf, vergleichen, das senkrecht abwärts in den Boden einzubringen wünscht. Indem es beständig seinen Kopf hin und her bewegt oder zirkumnutirt, wird es jeden Stein, jedes Hindernis, jede Verschiedenheit in der Härte des Bodens fühlen und sich von

dieser Seite wegtwenden; wenn der Boden an der einen Seite feuchter ist als an der anderen, wird es sich dahin als nach einem bessern Jagdgebiet wenden. Trotzdem wird es nach jeder Unterbrechung, durch das Gefühl der Schwere geleitet, im Stande sein, seine Richtung nach unten wieder aufzunehmen und in größere Tiefe zu wählen."

Nachdem wir uns überzeugt haben, daß alle Hypokotyle und Epikotyle, ebenso wie alle Keimblätter, so lange sie jung sind, beständig zirkumnutiren, wird es uns kaum in Verwunderung versetzen, wenn alle beim weiteren Aufbau der Pflanze neu hinzutretenden Stengel- und Blattgebilde sich ebenso verhalten. Wir übergehen daher hier, wo wir uns auf kurze Andeutung der hervorstechendsten Ergebnisse beschränken müssen, den für Stengel, Ausläufer, Blütenstiele und Blätter älterer Pflanzen in umfassender Weise beigebrachten Nachweis dieser allgemeinen Thatsache und heben aus demselben als besonders bemerkenswert nur Folgendes hervor:

Bei Ausläufern ist die seitliche Bewegung der Zirkumnutationen nicht selten viel beträchtlicher als gewöhnlich, und man sieht leicht ein, daß sie dadurch befähigt werden, zwischen Stämmen und sonstigen Hindernissen, denen sie auf ihrem Wege begegnen, sich hindurchzuwinden und sich vom Mutterstocke aus nach allen Seiten zu verbreiten, wogegen sie ohne ihre ausgiebige Zirkumnutation Gefahr laufen würden, überall anzustoßen und sich umbiegen zu müssen.

Bei *Dionaea muscipula* geht die zirkumnutirende Bewegung des Blattes, wie

die Betrachtung unter dem Mikroskop mit Okular-Mikrometer ergibt, Tag und Nacht unter höchst merkwürdigen Oszillationen vor sich, die aus einem plötzlichen Ruck vorwärts und einer langsamen Bewegung rückwärts zusammengesetzt sind und bisweilen durch kürzere oder längere Ruheperioden unterbrochen werden. Dieselbe Oszillationsbewegung wurde auch bei der Zirkumnutation des Hypokotyls von *Brassica oleracea* und bei mehreren Gräsern beobachtet, so daß sie weiter verbreitet zu sein scheint.

Außer bei zahlreichen Phanerogamen der verschiedensten Familien und einigen Gefäßkryptogamen wurde die Zirkumnutation des Laubes von den beiden Darwin auch bei einem Lebermoos (*Lunularia vulgaris*) konstatiert. Außerdem sind aber auch bei niedersten Algen (*Oscillaria*) Zirkumnutations-Bewegungen bekannt. Es läßt sich daher wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß die wachsenden Teile aller Pflanzen zirkumnutiren. Zirkumnutation ist daher sicher nicht erst zu einem besonderen Lebensdienste erworben, sondern scheint vielmehr auf noch unbekanntem Wege aus der Art des Wachstums der vegetabilischen Zellen und Gewebe zu folgen. Aus der gemeinsamen Grundlage der Zirkumnutation haben sich aber in zahlreichen Fällen besonders differenzirte Bewegungen hervorgebildet, die bestimmte Lebensdienste leisten.

Die einfachste Abänderung der Zirkumnutation bieten die Kletterpflanzen dar; denn bei ihnen hat sich, unabhängig von äußeren Einflüssen, nur die Weite der Zirkumnutation gesteigert, wahrscheinlich dadurch, daß in beträchtlicher Länge des sich

bewegenden Organs das von Turgeszenz eingeleitet und der Reihe nach an allen Seiten wirkende Wachstum etwas stärker geworden ist.

Auch das Abwärtsbiegen gewisser Blätter und anderer Pflanzenteile durch überwiegendes Längenzwachstum der Oberseite (Epinastie de Bries') und ihr Aufwärtsbiegen durch überwiegendes Längenzwachstum der Unterseite (Hypnastie de Bries') sind, wie aus den aufgezeichneten Bahnen deutlich erhellt, nur Abänderungen der immer im Gange befindlichen Zirkumnutation.

Anderer modificirte Zirkumnutationsbewegungen sind in hohem Grade von äußeren Einflüssen abhängig; so die nun zu betrachtenden nyktitropen Bewegungen von Licht und Dunkelheit. Bei den Kottyledonen und Blättern zahlreicher Pflanzen hat sich nämlich das gewöhnliche, täglich einmalige Sinken und Steigen zu einer ausgeprägten sogenannten Schlafbewegung gesteigert, die diesen Theilen eine Stellung giebt, durch welche sie vor zu starker Abkühlung ihrer oberen Flächen durch nächtliche Ausstrahlung geschützt werden. Daß dies in der That der Vorteil der sogenannten Schlafbewegungen ist, zeigt sich unzweideutig in der Thatfache, daß Blätter, die man des Nachts gewaltsam in wagerechter ausgebreiteter Lage hält, bedeutend mehr durch Ausstrahlung leiden, als solche, die ihre nächtliche Stellung einnehmen.

Die Schlafbewegungen der Kottyledonen, die zugleich dem Knospchen Schutz zu gewähren scheinen, sind, oft wenigstens, ganz unabhängig von denen der Blätter erworben worden und bisweilen sogar ganz anderer Art als diese. Bei jungen

Pflänzchen von *Oxalis Valdiviana* mit erst zwei bis drei wohlentwickelten Blättern ist es z. B. ein merkwürdiges Schauspiel, bei Nacht jedes Blättchen einwärts gefaltet und senkrecht herabhängen zu sehen, während gleichzeitig an derselben Pflanze die Kottyledonen senkrecht aufwärts stehen.

Bei den Blättern sind die nyktitropen Bewegungen sehr mannigfaltig und bisweilen, namentlich bei dreizähligen und gefiederten Blättern, ziemlich komplizirt, indem sich die Stiele der Blätter, die Blättchen und die Blattflächen selbst an der Bewegung betheiligen und indem Aufwärts- und Abwärtsbewegungen der Blättchen, Drehung derselben um ihre Achse (so daß ihre Unterseite nach außen zu liegen kommt) und Einfaltungen sich in der verschiedensten Weise kombiniren und oft sogar bei den Blättchen desselben Blattes wesentlich verschieden oder selbst entgegengesetzt sind. Bei *Cassia* z. B. biegen sich die bei Tage wagerecht ausgebreiteten Blättchen des Nachts nicht nur senkrecht abwärts, wobei sich das Endpaar beträchtlich nach rückwärts richtet, sondern drehen sich auch um ihre Achsen, so daß ihre unteren Flächen nach außen zu liegen kommen. Bei *Arachis* dagegen bilden alle vier Blättchen zusammen des Nachts ein einziges senkrechtcs Paket, welches hergestellt wird, indem die beiden vorderen Blättchen sich aufwärts, die beiden hinteren sich vorwärts bewegen und außerdem alle sich um ihre Achsen drehen. Selbst Arten derselben Gattung nehmen nicht selten ganz verschiedene Nachtstellungen an; bei einigen *Lupinus*-Arten z. B. bewegen sich die Blättchen abwärts, bei anderen aufwärts, bei *Lupinus luteus* die an der einen Seite des einen wagerechten Stern

bildenden Blattes abwärts, die an der anderen aufwärts, während die dazwischen liegenden sich so um ihre Achsen drehen, daß nun alle zusammen einen senkrechten Stern bilden.

Diese Verschiedenheit der Bewegung bei Blättchen desselben Blattes, die in gleicher Weise dem Lichte ausgesetzt gewesen sind, beweist gewiß schlagend, daß das Licht nicht, wie man bisher meist annahm, die unmittelbare Ursache der Bewegung sein kann, daß diese vielmehr durch innere, auf Anpassung beruhende Ursachen bedingt sein muß. Der Wechsel des Lichtes und der Dunkelheit macht blos den Blättern bemerklich, daß jetzt der Zeitpunkt zu einer bestimmten Bewegung für sie gekommen ist. Die Periodizität ihrer Bewegungen ist indes in gewissem, für verschiedene Arten verschiedenem Grade ererbt; denn bei den meisten Pflanzen nehmen die Blätter in der Morgenzeit ihre Tagesstellung auch bei Ausschluß des Lichtes an, und bei manchen Pflanzen setzt sich die normale Bewegungsart in der Dunkelheit wenigstens einen ganzen Tag hindurch fort.

Daß die nyktitropen Bewegungen von Pflanzen der verschiedensten Familien und Gattungen und bisweilen, wie z. B. bei *Lupinus*, sogar von verschiedenen Arten derselben Gattung unabhängig von einander erworben sind, läßt sich leicht erklären aus der allen Pflanzen gemeinsamen Zirkumnutationsbewegung, die für irgend welche vorteilhafte Entwicklung und Abänderung überall bereit steht. Und in der That ist nicht nur das einfachste täglich einmalige Sinken und Heben vieler Blätter mit der einfachsten Form nyktitroper Bewegung, die in senkrechtem Aufrichten des

Abends und Wiederherabsinken des Morgens besteht, durch alle Zwischenstufen verbunden; sondern auch für die komplizirtesten nyktitropen Bewegungen, bei denen Hebungen und Senkungen mit Rotationen kombiniert sind, lassen sich in den Zirkumnutationsbewegungen nichtschlafender Blätter die Ausgangspunkte und Anfänge deutlich nachweisen. Blätter, die täglich nicht eine, sondern zwei, drei oder mehr Zirkumnutationen ausführen, sind offenbar dadurch zu nyktitropen Bewegungen übergegangen, daß sich des Abends die eine, des Morgens die andere Seite einer beschriebenen Ellipse bedeutend verlängert hat.

Wie zahlreiche Pflanzen durch die nyktitropischen Bewegungen ihre Blätter gegen nächtliche Ausstrahlung schützen, so nehmen einige bei zu spärlicher Bodenfeuchtigkeit oder bei direktem Sonnenlicht — ebenfalls durch eine Abänderung der Zirkumnutation — eine ähnliche Stellung der Blätter gegen die Lichtstrahlen an und beschränken dadurch die Verdunstung (*Paraheliotropismus* Darwins).

Ob auch die Bewegungen der Blumenblätter, durch welche viele Blumen des Nachts und bei kaltem Winde oder Regen sich schließen, modifizirte Zirkumnutationsbewegungen sind, wie man von vornherein vermuten muß, ist noch nicht festgestellt. Wohl aber geht aus den mitgetheilten Beobachtungen und Abbildungen der heliotropischen, ap², dia- und paraheliotropischen Bewegungen unzweideutig hervor, daß sie nur Abänderungen der gewöhnlichen Zirkumnutation sind, und durch allmähliche Verminderung des Lichtes lassen sich die heliotropischen Bewegungen Schritt für Schritt wieder in gewöhnliche Zirkum-

nutationsbewegungen verwandeln. Auch ist unschwer zu erkennen, welcher Vorteil diese Abänderungen bedingt hat. Wer nur die an einem Wallabhänge wachsenden Pflanzen ins Auge faßt, dem kann es kaum entgehen, daß die Pflanzen sich so stellen, daß ihre Blätter gut beleuchtet und zur Zerlegung von Kohlensäure befähigt werden. Den scheidenartigen Keimblättern mancher Gräser dagegen, die noch nicht grün sind, dient ihr hochgradiger Heliotropismus als Führer, um aus dem unter der Erde begrabenen Samen durch Klüfte des Bodens und durch überliegende Massen von Pflanzenteilen hindurch sich zu Licht und Luft emporzuarbeiten; Apogeotropismus allein würde sie blindlings aufwärts führen gegen irgend welches darüberliegende Hindernis.

Auch der mangelnde Heliotropismus vieler Pflanzen erklärt sich einfach aus ihrer Lebensweise. *Drosera rotundifolia* und *Dionaea* z. B. zeigen keine Spur von Heliotropismus, weil sie als Insektenfresser nicht vorzugsweise von Kohlensäure leben, und es weit wichtiger für sie ist, ihre Blätter in der für das Fangen von Insekten günstigsten Stellung als völlig dem Lichte ausgesetzt zu halten. Auch Ranken und windende Stengel von Kletterpflanzen wenden sich nicht dem Lichte zu, weil sie sich dadurch von ihren Stützen entfernen würden. Dagegen sind einige Ranken (z. B. die von *Smilax aspera*) und Kletterwurzeln (z. B. die des Epheu) apheliotropisch geworden, weil sie dadurch leichter ihre Stütze finden. Daß die Stammeltern der Kletterpflanzen heliotropisch waren, läßt sich nicht bloß daraus schließen, daß sie den verschiedensten Familien angehören, die sonst heliotropische Stengel

besitzen, sondern es sind auch die jungen Stämmchen bei Epheu, *Ipomoea* und wahrscheinlich bei allen windenden Pflanzen, bevor sie zu winden beginnen, noch jezt heliotropisch.

Höchst bemerkenswerte Eigentümlichkeiten bietet vor allem der Heliotropismus der Keimpflanzen dar. In manchen Fällen erreicht die Lichtempfindlichkeit derselben einen erstaunlichen Grad von Feinheit. Keimpflanzen von *Phalaris canariensis* z. B. neigen sich noch, langsam aber sehr deutlich, dem Lichte zu, wenn in einem völlig dunkeln Raume 12 oder selbst 20 Fuß von ihnen entfernt, eine sehr kleine Lampe aufgestellt wird. Bei dieser Beleuchtung konnten die Augen des Beobachters weder die Keimpflanzen selbst, noch einen runden Tuschfleck von 2,29 mm auf weißem Papier, noch den Schatten eines aufgerichteten Stabes auf weißem Papier wahrnehmen. Die Keimblätter derselben *Phalaris* biegen sich nach zerstreutem Tageslichte hin, das durch einen nur 0,1 mm breiten und 0,4 mm langen Spalt zu ihnen gelangt. Die Genauigkeit, mit der sie sich nach einer Lichtquelle auch von kleinstem Umfange hinbiegen, springt in überraschender Weise in die Augen, wenn man vor die Mitte eines mehrere Fuß langen, schmalen Kastens mit Keimpflanzen von *Phalaris* in einem dunkeln Raume eine Lampe mit kleinem zylindrischen Dochte aufstellt und, nachdem sich alle Keimblätter rechtwinkelig umgebogen haben, dicht über denselben und mit ihnen gleichlaufend einen Faden ausspannt; dieser schneidet fast ausnahmslos den nun ausgelöschten kleinen zylindrischen Docht und ergiebt höchstens eine Abweichung von 1 bis 2 Grad.

Werden Töpfe mit Keimpflanzen der *Phalaris* in einem dunkeln Raume 2, 4, 8, 12, 16, 20 Fuß weit von einer sehr kleinen Lampe entfernt aufgestellt, so daß also die Lichtmengen, die sie empfangen, im Verhältnis von 1, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{16}$, $\frac{1}{32}$, $\frac{1}{64}$, $\frac{1}{100}$ abnehmen, so krümmen sich zwar im ganzen die enfernteren weniger zum Lichte hin, als die näheren, aber durchaus nicht im Verhältnis zur empfangenen Lichtmenge; vielmehr ist zwischen den Keimpflanzen zweier aufeinander folgenden Blumentöpfe ein Unterschied oft nicht erkennbar. Ebenso bemerkenswert ist die Thatsache, daß die Krümmung der Keimblätter von dem Grade, bis zu welchem sie vorher beleuchtet worden sind, beeinflusst wird, und daß der ihre Krümmung verursachende Lichteinfluß noch kurze Zeit ($\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde) nach dem Erlöschen des Lichtes fort dauert. Alle diese Thatsachen beweisen, daß das Licht hier in ähnlicher Weise wie auf das Nervensystem eines Tieres als Reizmittel wirkt, keineswegs aber in direkter Weise auf die Zellen oder Zellwände, die durch ihre Zusammenziehung oder Ausdehnung die Krümmung verursachen. Noch überraschender wird diese Ähnlichkeit durch die Übertragung der Lichtwirkung von einem Teile auf einen anderen. Bei den Keimblättern von *Phalaris* wenigstens ist nur der obere Teil lichtempfindlich und erst von ihm aus wird der untere zur heliotropischen Krümmung veranlaßt. Wird vom oberen Teile des Keimblattes das Licht ausgeschlossen, so krümmt sich auch der untere nicht, selbst wenn er volle seitliche Beleuchtung empfängt. Läßt man auf den oberen Teil von einer Seite her nur durch einen winzigen Spalt etwas Licht fallen, während

der untere von einer anderen Seite her voll beleuchtet wird, so krümmt sich der letztere trotzdem mit nach der Lichtseite des ersteren. Selbst wenn man den beleuchteten oberen Teil mechanisch verhindert, sich selbst zu krümmen, so überträgt er doch den krümmungsbewirkenden Lichteinfluß auf den unteren. Ähnliches wurde am Keimblatt des Hafers und an den Hypokotylen mehrerer zweikeimblättrigen Pflanzen festgestellt. Es läßt sich daher vermuten, daß Lichtempfindlichkeit des oberen Teils und Übertragung einer Lichtwirkung von ihm aus auf den unteren Teil bei Keimpflanzen allgemein ist, und man begreift leicht, daß sie ihnen in ähnlicher Weise behülflich sein muß, den kürzesten Weg von dem in der Erde begrabenen Samen zum Lichte zu finden, wie einem niederen Tiere die Augen am vorderen Ende seines Leibes.

Daß dem Lichte zugebogene Keimpflanzen sich im Dunkeln wieder gerade richten, wird lediglich durch Apogeotropismus bewirkt, wie folgender Versuch beweist. Legt man, nachdem sich die Keimpflänzchen nach der seitlichen Lichtquelle hin rechtwinklig umgebogen haben, den Blumentopf, in dem sie sich befinden, im Dunkeln auf eine Seite, so daß die Keimpflänzchen senkrecht nach oben gerichtet und dadurch dem Einflusse des Apogeotropismus entzogen sind, so zirkumnutiren sie einfach, ohne aus ihrer heliotropischen Stellung in gleichförmiger Weise abgelenkt zu werden.

Wenn man die Wirkung des Apogeotropismus auf irgend welche Weise bedeutend abschwächt, z. B. dadurch, daß man die von ihr betroffenen Pflanzenteile nur ein wenig von der senkrechten Lage ab-

weichen läßt, so daß Apogeotropismus nur unter sehr spitzem Winkel auf sie einwirken kann, oder dadurch, daß man ältere oder sonst schwach apogeotropische Pflanzenteile auswählt, so kann man deutlich verfolgen, wie der Apogeotropismus zunächst nur die überall gegenwärtige zirkumnutirende Bewegung in der der Schwerkraft entgegengesetzten Richtung steigert. Je energischer dann der Apogeotropismus wirkt, um so mehr schwinden die anfangs beschriebenen Ellipsen und Schleifen und werden in erst stärker, dann schwächer zickzackförmige und schließlich in gerade Linien auseinandergezogen. Auch die geradlinige apogeotropische Bewegung giebt sich dadurch als bloße Abänderung der Zirkumnutation zu erkennen.

Weit rascher als in älteren Pflanzen geht die apogeotropische Bewegung in Keimpflanzen vor sich, und hier, wenigstens in den Keimblättern von Phalaris und Avena, schreitet sie stets von der Spitze nach unten fort; die Empfindlichkeit gegen die Schwerkraft, welche die apogeotropische Bewegung bewirkt, hat indes nicht nur im oberen, sondern, wie entscheidende Versuche gezeigt haben, auch im unteren Teile des Keimblattes ihren Sitz.

Anders verhält es sich mit dem Geotropismus der Wurzel. Von dieser ist ausschließlich die Spitze empfindlich gegen die Schwerkraft, und nur durch Übertragung eines Einflusses von der Wurzelspitze aus wird der darüberliegende Wurzelteil zu geotropischer Krümmung veranlaßt. Tötet oder entfernt man die Wurzelspitze, ehe Geotropismus auf sie gewirkt hat, so erfolgt keine Krümmung des darüberliegenden Wurzelteils, wenn man ihn auch wagerecht legt, so daß die Schwerkraft,

wenn sie überhaupt empfunden würde, unter rechtem Winkel, also mit voller Kraft wirken müßte. Tötet oder entfernt man dagegen die Wurzelspitze einer wagerecht gelegten Wurzel, nachdem sie der Wirkung des Geotropismus einige Zeit ausgesetzt gewesen ist und Zeit gehabt hat, dessen Einfluß etwas weiter aufwärts zu übertragen, so krümmt sich stundenlang nachher das darüberliegende Wurzelstück selbst dann in der von der Spitze aus ihm vorgeschriebenen Richtung, wenn man es in senkrechte Lage bringt. Erst mit der Wiederherstellung der Spitze macht sich der direkte Einfluß des Geotropismus auf diese und seine Übertragung auf das darüberliegende Wurzelstück von neuem geltend.

Sähen wir etwas Ähnliches im Tierreiche, so würden wir anzunehmen haben, daß ein Tier, während es sich in liegender Stellung befände, sich entschlösse, in bestimmter Richtung sich zu erheben, und daß nach Abschneidung seines Kopfes ein Impuls fortführe, sehr langsam längs der Nerven zu den betreffenden Muskeln weiter zu wandern, so daß nach einigen Stunden das kopflose Tier in der vorher bestimmten Richtung sich erhöbe.

„Wir glauben,“ so schließt Darwin sein Werk, „daß es bei den Pflanzen keinen in Bezug auf seine Funktionen wunderbareren Bau giebt, als die Wurzelspitze. Wird die Spitze schwach gedrückt oder geätzt oder geschnitten, so überträgt sie einen Einfluß auf den unmittelbar darüber liegenden Teil und veranlaßt ihn, sich von der betroffenen Seite wegzuwenden; und was noch überraschender ist, die Spitze kann zwischen einem etwas härteren und weicheren Gegenstand, von denen

sie gleichzeitig an entgegengesetzten Seiten gedrückt wird, unterscheiden. Wenn jedoch die Wurzel durch einen ähnlichen Gegenstand etwas oberhalb der Spitze gedrückt wird, so überträgt der gedrückte Teil keinerlei Einfluß auf entferntere Teile, sondern biegt sich plötzlich nach dem Gegenstande hin. Nimmt die Spitze wahr, daß die Luft an einer Seite feuchter ist, als an der andern, so überträgt sie gleichfalls einen Einfluß auf den oberen angrenzenden Teil und dieser biegt sich nach der Quelle der Feuchtigkeit hin. Wird die Spitze durch Licht gereizt (obgleich bei Wurzeln dies nur an einem einzigen Beispiele festgestellt wurde), so krümmt sich der angrenzende Teil vom Lichte weg; wird sie aber von der Schwerkraft gereizt, so biegt sich derselbe Teil nach dem Mittelpunkte der Schwerkraft hin. In fast jedem Falle können wir den Endzweck oder Vorteil der verschiedenen Bewegungen deutlich erkennen. Zwei oder vielleicht mehrere der Reiz erregenden Ursachen wirken oft gleichzeitig auf die Spitze, und die eine besiegt die andere, ohne Zweifel in Übereinstimmung mit ihrer Wichtigkeit für das Leben der Pflanze. Der von der Wurzel bei ihrem Eindringen in den Boden verfolgte Weg muß von der Spitze bestimmt werden; daher hat sie so verschiedene Arten von Empfindlichkeit erworben.

Es ist kaum eine Übertreibung, zu sagen, daß die Wurzelspitze, in dieser Weise begabt und mit dem Vermögen, die Bewegungen der angrenzenden Teile zu lenken, wie das Gehirn eines niederen Thieres wirkt, das Gehirn, welches im vorderen Ende des Leibes seinen Sitz hat, Eindrücke von den Sinnesorganen empfängt und die verschiedenen Bewegungen lenkt.“

Unser Bericht ist hiermit an seinem Ende. Von dem Reichtum des vorliegenden Werkes an neuen und zum Teil höchst wunderbaren Thatfachen und an neuen lichtbringenden Gedanken haben wir, der Knappheit des Raumes wegen, leider nur sehr unzureichende Andeutungen geben können. Das eine aber dürfte trotzdem, wie wir hoffen, dem aufmerksamen Leser klar geworden sein: Umfassende Gruppen von Erscheinungen, die man bisher, ohne ihren Zusammenhang auch nur zu ahnen, von einander getrennt zu erforschen suchte, sind durch das vorliegende Werk auf ihre einheitliche Quelle zurückgeführt; die bisher übliche Voraussetzung einer unmittelbaren Bedingtheit dieser Erscheinungen durch physikalische Wirkung des Lichts und der Schwerkraft ist als unhaltbar nachgewiesen; für die Erforschung der Bewegungsercheinungen des ganzen Pflanzenreichs ist ein sicherer Leitstern gewonnen.